新蚜虫疠霉与豌蚜在不同季节性光周期及恒变温组合下的互作反应*

冯明光[1]　　T. J. Poprawski[2]

(1 浙江农业大学生物科学系 杭州 310029;
2 Texas A & M University, Texas Agricultural Experiment Station, Weslaco, TX 78596, USA)

摘要 在计算机控制模拟的温带地区秋末冬初自然温度与光周期组合条件下，作者对新蚜虫疠霉 (*Pandora neoaphidis*) 与豌蚜 (*Acyrthosiphon pisum*) 的互作关系进行了研究，试图探索该菌有无与越冬行为有关的前兆反应。时间-剂量-死亡率模型分析显示，恒温 20℃下长日照 (光照 16 h/d) 和短日照 (光照 11 h/d) 对该菌作用于试虫的时间-剂量效应无明显影响，但显著区别于变温 (日变幅为 5.4～18.9℃，温变速率 0.56℃/30 min) 下相同长短日照处理，且变温下长短日照处理之间亦有较显著差异。相同变温下日照长短主要影响试菌对试虫的潜伏期 (致死时间)。在变温日照 8.0 h、9.5 h、11.0 h、11.5 h、12.0 h 和 16.0 h 下，试菌平均潜伏期分别为 15.14 d、15.19 d、11.79 d、13.33 d、11.73 d 和 9.21 d，明显呈随日照时数增加而递减的趋势即负相关性 ($a=15.58$, $b=-0.93$, $r^2=0.78$, $p<0.01$)，而恒温日照 11 h 和 16 h 的平均潜伏期为 5.85 d 和 5.97 d。镜检所有蚜尸，未发现虫菌体的任何异常现象。结果表明，虽然短日照可延长试菌的潜伏期，但试菌在所有温光组合下均保持着对寄主的有效侵染力，并无越冬的前兆行为反应。作者最后讨论了该菌随寄主迁飞而转移至可生存环境并且无法长期在寄主体外生存的可能性。

关键词 新蚜虫疠霉，豌蚜，虫霉，温度，光周期，环境影响，时间-剂量-死亡率模型

新蚜虫疠霉 (*Pandora neoaphidis*) 是世界性分布的蚜科专化性病原真菌 (虫霉目：虫霉科)[1]，经常引发多种作物上蚜虫种群的流行病害，在蚜害的自然控制中发挥着重要作用[2~8]，因而成为蚜虫病理学研究的热点之一。

与许多常见虫霉菌种不同，新蚜虫疠霉的生活史中无休眠孢子阶段被发现或记载，它在温带地区如何渡过无寄主活动的漫长冬季仍然知之不详[1]。在发生过流行病的作物土壤中，法国学者 Latteur & Balachowski[9] 声称在冬季发现过该菌有效侵染体的存在。Feng *et al.* (冯明光等)[5] 报道，在北纬 47°的美国华盛顿州肯尼维克镇 (Kennewick, Washington) 深秋末茬苜蓿上，新蚜虫疠霉在病死豌蚜 (*Acyrthosiphon pisum*) 体内的菌体有原生质浓缩、胞壁增厚呈近乎球状体的异常现象发生，但即使在覆雪盈尺的土壤中亦难以越冬，因为雪层下土温足使菌体活化，在两周内便完全释放分生孢子而失去侵染力，而后者是不可能越冬的。在秋末冬初，温带地区的温度和光周期变化非常明显，在

* 国家杰出青年科学基金和国家自然科学基金资助
1996-11-22 收稿，1997-02-20 收修改稿

此特定阶段该菌种的侵染生物学行为应当有助于揭示其越冬的前兆表现。因此，作者在计算机控制模拟虫菌体发生异常地点的秋末冬初自然温光条件下，对新蚜虫疠霉在豌蚜上的侵染生物学及其二者间的互作关系进行了探索，本文报道有关结果。

1 材料与方法

1.1 菌种

实验用新蚜虫疠霉菌株为ARSEF1604，自法国麦长管蚜上分离获得，长期液氮保存于美国农部植物保护研究所(Plant Protection Research Unit，U.S. Plant，Soil & Nutrition Laboratory，Ithaca，New York)。该菌株对蚜虫致病力很强[10]。实验开始前自液氮中调出菌株，用牛奶蛋黄培养基在23℃下活化培养21 d，再将培养物转入250 mL三角瓶萨氏培养液（SDY）中摇床振荡培养14 d（150 r/min，23℃），过滤后将菌丝体均匀撒布在2%琼脂平板上，4 h后菌丝开始大量产孢，供接种用。

1.2 寄主来源

实验用豌蚜系爱达荷大学（University of Idaho，Moscow，USA）一源于苜蓿的实验种群（与肯尼维克镇接近），在蚕豆上饲养。实验前将试虫自爱达荷大学空运到美国农部植物保护所实验室（康乃尔大学校园内），接虫于14 d蚕豆植株上，在温室中预养7 d后转入计算机控制温光节律的四个生长箱内饲养备用。

1.3 实验处理

上述四个生长箱内的不同温光节律即为4个不同处理，分别为：①长日照常恒温处理，温度为20℃，光周期为16∶9（L∶D)；②短日照常恒温处理，温度20℃，光周期11∶13(L∶D)；③长日照变温处理，温度日变幅为5.4～18.9℃，每30 min变温0.56℃，14时最高，2时最低，光周期为16∶8（L∶D)；④短日照变温处理，温变相同，光周期11∶13（L∶D)。其中，长日照代表温带地区有利于供试菌种流行的自然光照条件，短日照代表秋末冬初的光照条件，温度变化完全根据肯尼维克镇9月下旬和10月上旬（虫菌体异化现象发生的时间）的气象记录而设计。

将各生长箱内定殖若干蚜虫（成、若蚜混合）的蚕豆叶片轻轻剪下（>20头/叶），移于100 mm培养皿内，每皿2～3叶（视蚜虫数量而定)，然后将琼脂平板上正产孢的菌体悬盖在皿上，使孢子自然弹射到蚜虫体表上而完成接种。各处理孢子剂量通过置于皿内一盖玻片上降落的孢子数镜检确定（孢子数/mm^2)，以控制接种时间而获得系列梯度剂量[10]。对于每个处理，接种时间为5～70 min，每剂量30头试虫以上。

试虫接种后连同培养皿放回所属生长箱内培养，每日观察记录各温光处理下各剂量的死亡，移除病死蚜尸和新产若蚜。蚜尸逐头压片，镜检其体内虫菌体有无异化现象发生。皿内供试虫取食的豆叶隔日更换新鲜叶片。

由于上述实验后发现变温处理下光周期对供试菌种与寄主关系的实质性影响，续又进行相同变温条件下不同光周期的补充实验。接种方法相同，但因运输的延误和不便，虫源改用康乃尔大学校园养虫室的豌蚜，仍经过培养箱内预养。增加的不同光周期处理为8∶16（L∶D)、9.5∶14.5（L∶D)、11.5∶12.5（L∶D）和12∶12（L∶D)，主要考

查各处理下供试菌种致死寄主的潜伏期。

1.4 数据分析

时间-剂量-死亡模型分析方法用于本研究各处理下供试菌种与蚜虫互作的时间与剂量效应的分析。在时间 t_j （$j=1, 2, \cdots, J$） 即接种后第 j 日，剂量 d_i （$i=1, 2, \cdots, I$） 致死试虫的累计死亡概率为

$$p_{ij}=1-\exp[-\exp(\tau_j+\beta\log_{10}(d_i))] \quad (1)$$

待估参数 β 是与剂量效应有关的斜率，τ_j 为对应于时间 t_j 的效应参数。累计死亡概率是时间连续的变量，不满足模型模拟的独立性假设。因此，考虑剂量 d_i 使试虫在时间区间 $[t_{j-1}, t_j]$ 内可能发生的条件死亡概率

$$q_{ij}=1-\exp[-\exp(\gamma_j+\beta\log_{10}(d_i))] \quad (2)$$

此式中 β 与式 1 同义，γ_j 为描述时间区间 $[t_{j-1}, t_j]$ 内效应的参数。条件死亡概率在时间上是完全独立的，故式 2 可用于模型的拟合，获得参数 γ_j 后按下式估计参数 τ_j

$$\tau_j=\ln(\sum_{k=1}^{j}e^{\gamma_k}) \quad (3)$$

式 2 的拟合通过二元反应变量（在时间区间 $[t_{j-1}, t_j]$ 内的死亡比例 q_{ij}和存活比例 $1-q_{ij}$)的最大似然函数逼近而达成，并获得参数 γ_j 和 β 的估计，再由式 3 估计 τ_j。有关该模型生物学基础、建模步骤、参数拟合及检验、时间与剂量效应（如 LD_{50}和 LT_{50}）估计等细节可参见冯明光等[11]、Nowierski *et al.* [12]和 Robertson & Preisler[13]。

2 结果与讨论

在不同温光组合条件下，新蚜虫疠霉引发豌蚜死亡的起始时间差别很大。恒温下长短日照处理的差别不大，均从接种后第 4 d 开始死亡，至第 8 d 高剂量下绝大部分死亡，低剂量下死亡数基本稳定。在变温条件下，长日照处理的最早死亡发生于接种后第 6 天，比恒温处理晚 2 d；短日照处理的起始死亡更晚，延至接种后第 8 天才见到个别试虫死亡。为了在数据分析中排除二次感染的影响，将恒温长短日照处理的第 4～8 d 死亡数、变温长日照处理的第 6～12 d 死亡数和变温短日照处理的第 8～15 d 死亡数作为有效观察数据，用于时间-剂量-死亡率模型的模拟分析。

表 1 给出了各处理的实测孢子剂量、各剂量下受试虫数以及各处理有效观察数据对式 2 和式 1 的模拟与参数估计结果。各处理剂量与时间效应参数的 t 测验值均大大超过极显著水平（$p<0.0001$）。由表 1 中参数估计值确定的四种处理下的时间-剂量-死亡率模型拟合性良好，全部通过 Hosmer & Lemeshow 拟合检验[12]。长日照恒温处理的 Hosmer & Lemeshow 统计量 $\hat{C}=7.19$，短日照恒温处理的 $\hat{C}=10.55$，长日照变温处理的 $\hat{C}=4.41$，短日照变温处理的 $\hat{C}=7.59$。其中，统计量 C 服从卡方分布，自由度 $df=8$，在显著水平 $\alpha=0.05$ 时的卡方理论分布值为 15.51，显著大于各处理模型检验的 Hosmer & Lemeshow 统计量，说明所建各处理模型不存在异质性，即它们能够无偏描述各处理下菌-虫互作关系。各处理代表性剂量的累计死亡概率观察值与式 1 模拟植的比较见图 1 所示。

表1 不同温光组合条件下新蚜虫疠霉对豌蚜的时间-剂量-死亡率模型模拟与参数估计

Table 1 Parameters estimated from the modeling of the time-dose-mortality data of *A. pisum* infected by *P. neoaphidis* at varying spore doses at different regimes of temperature and photoperiod

剂量	受试	条件死亡概率模型（式2）				累计死亡概率模型（式1）		
孢子/mm²	蚜数	参数[a]	估计值	标准差	t 值	参数[a]	估计值	标准差
5.4～18.9 ℃，11∶13 (L∶D)								
0.64	38	β	1.729	0.267	6.473	β	1.729	0.267
1.59	33	γ_8	−5.854	0.907	6.453	τ_8	−5.854	0.907
3.50	51	γ_9	−3.910	0.251	15.595	τ_9	−3.776	0.264
4.78	72	γ_{10}	−3.043	0.207	14.694	τ_{10}	−2.651	0.207
4.94	41	γ_{11}	−2.787	0.203	13.370	τ_{11}	−2.023	0.193
6.22	45	γ_{12}	−2.933	0.219	13.370	τ_{12}	−1.685	0.190
7.81	31	γ_{13}	−3.243	0.252	12.849	τ_{13}	−1.494	0.189
11.48	25	γ_{14}	−2.807	0.238	11.804	τ_{14}	−1.255	0.186
		γ_{15}	−2.473	0.236	10.464	τ_{15}	−0.997	0.181
5.4～18.9 ℃，16∶8 (L∶D)								
0.80	38	β	0.759	0.117	6.483	β	0.759	0.117
1.28	41	γ_6	−4.518	0.424	10.646	τ_6	−4.518	0.424
2.23	47	γ_7	−2.715	0.152	17.882	τ_7	−2.562	0.155
3.03	38	γ_8	−2.021	0.125	16.188	τ_8	−1.563	0.117
5.90	51	γ_9	−2.128	0.145	14.678	τ_9	−1.113	0.107
13.39	56	γ_{10}	−1.812	0.159	11.397	τ_{10}	−0.709	0.100
25.67	40	γ_{11}	−1.609	0.196	8.213	τ_{11}	−0.368	0.097
52.77	31	γ_{12}	−1.367	0.244	5.600	τ_{12}	−0.054	0.099
20℃，11∶13 (L∶D)								
0.40	36	β	0.872	0.130	6.716	β	0.872	0.130
1.91	45	γ_4	−3.092	0.187	16.521	τ_4	−3.092	0.187
2.55	28	γ_5	−2.297	0.161	14.310	τ_5	−1.924	0.155
5.10	41	γ_6	−2.020	0.165	12.238	τ_6	−1.278	0.141
11.64	61	γ_7	−1.642	0.196	8.376	τ_7	−0.750	0.127
19.45	64	γ_8	−2.250	0.267	8.502	τ_8	−0.549	0.122
32.21	35							
48.15	32							
20℃，16∶8 (L∶D)								
0.56	32	β	0.865	0.140	6.176	β	0.865	0.140
1.59	52	γ_4	−3.517	0.213	16.497	τ_4	−3.517	0.213
2.39	34	γ_5	−2.258	0.149	15.170	τ_5	−2.008	0.148
5.42	66	γ_6	−1.454	0.147	9.892	τ_6	−1.000	0.122
9.09	42	γ_7	−1.991	0.187	10.633	τ_7	−0.684	0.114
15.95	51	γ_8	−1.753	0.209	8.376	τ_8	−0.389	0.109
24.24	40							
34.44	36							

a 参数符号下标表示接种后相应时间区间（d）

表1中所列式1参数估计，方法详见冯明光等[11]和 Nowierski *et al.*[12]。显然，各处

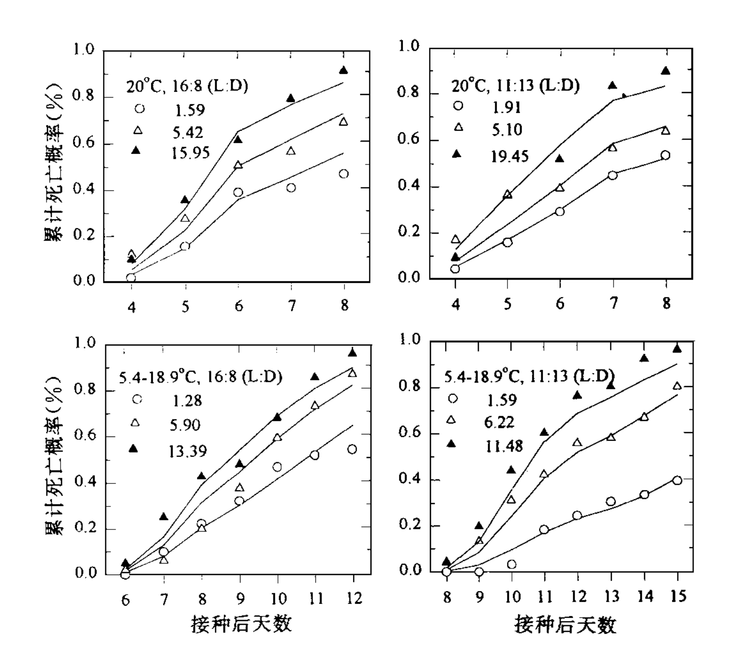


图 1　新蚜虫疠霉不同孢子剂量（孢子数/mm²）对豌蚜在不同温度和光周期组合条件下累计死亡概率观察值（符号点值）与式 1 模拟值（实线）的比较

注意最初感染发生的时间

Fig. 1　The observed (symbol) and time-dose-mortality-model fitted (solid line) cumulative mortality probability of *A. pisum* infected by *P. neoaphidis* at different spore doses in the varying regimes of temperature and photoperiod, noting the time of initial death

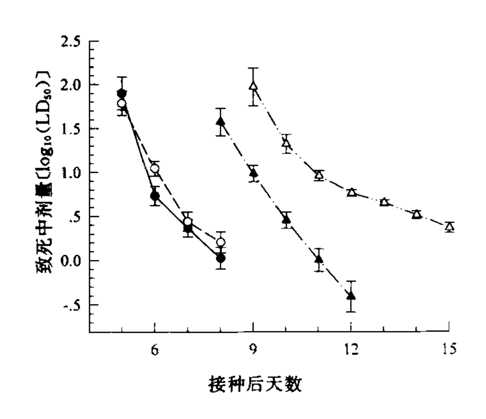
理 LD_{50}随接种后时间而变化。恒温长日照和短日照处理的 LD_{50}值差异不大，表明恒温下光周期对供试菌种的影响不明显。但是，恒温处理与变温处理间的差异十分明显，而变温处理的长日照与短日照之间也颇明显。这些差异主要表现在试虫死亡时间的提早或延迟即供试菌种感染试虫后的潜伏期距方面。笔者认为恒变温处理间的潜伏期差距可能主要归因于积温总和的差异，因为变温处理的日均温仅 12.12℃，远低于恒温处理的 20℃。变温处理下供试菌种的潜伏期与 Milner & Bourne[14]研究报道的 10～12℃下同一菌种在同属另一种蚜虫 *Acyrthosiphon kondoi* 上的侵染潜伏期相似。

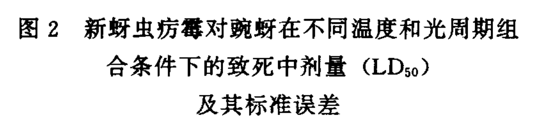
然而，相同变温条件下两种不同日照处理在时间与剂量互作效应上的差异，即图 2 中变温长日照与变温短日照的 LD_{50}随时间变化趋势线在斜率和截距上的明显区别，说明光周期变化确实对供试菌种的侵染行为有实质性的影响。这种影响在补充实验中获得证明。图 3 给出根据上述四个处理和补充实验中四个处理的数据统计出的平均潜伏期。由于感染新蚜虫疠霉的蚜虫在死亡前并无明显症状表现出来，故平均潜伏期实为平均致死时间（接种后天数）。如图 3 所示，在变温日照 8.0 h、9.5 h、11.0 h、11.5 h、12.0 h 和16.0 h下，试菌平均潜伏期分别为 15.14、15.19、11.79、13.33、11.73 和 9.21 d，明显呈随日照时数增加而递减的趋势即负相关性（$a=15.58$，$b=-0.93$，$r^2=0.78$，$p<$

0.01)，所有估计值点(实心圆点)均落在回归线的95%置信区间以内。而恒温下日照11 h和16 h的平均潜伏期为5.85和5.97 d（空心圆点)，基本上无差异。

以上结果显示，在温带地区秋末冬初的自然温度条件下，新蚜虫疠霉仍保持着对蚜虫的侵染力，温度的降低虽然使其潜伏期有所延长，但其作用不如该季节光周期缩短对潜伏期延长的影响大。新蚜虫疠霉在我国广为流行，但流行季节却各地大不相同（冯明光，未发表资料)。两广地区和云南等亚热带地区主要发生在春秋季，但即使最冷的1月也发生较普遍。长江中下游地区除盛夏偶见外经常性发生，在春秋更普遍。华北、西北和东北地区主要发生在夏秋季节。这种格局的形成，与本实验中所揭示的温度与光周期互作对该菌侵染力和潜伏期的影响是分不开的。

在所有蚜尸的压片镜检中均未发现虫菌体异常现象。值得提出的是本实验中未进行湿度控制，试虫均在保湿培养皿内饲养观察，因为高湿度使试虫取食的叶片保鲜并有利于发病。本研究仅就秋末冬初温光季节性变化对新蚜虫疠霉的侵染行为可能产生的影响进行了评价。除温光因素外湿度是否对该菌的菌体异常行为有所影响，本实验和有记载的资料均不能给予回答。根据冯明光等[15]的观察，肯定该菌在土壤中不能伴随虫尸越冬。在没有发现新的科学证据之前，笔者仍然坚持先前的假说[1,15]，即没有休眠形态的新蚜虫疠霉可能随寄主的迁飞而转移，并且不可能长时期离开寄主而独立生存。由于蚜虫的迁




图2 新蚜虫疠霉对豌蚜在不同温度和光周期组合条件下的致死中剂量（LD_{50}）及其标准误差

注意各处理LD_{50}随时间变化趋势线间的差别

Fig. 2 The LD_{50}'s and their standard errors for *P. neoaphidis* on *A. pisum* at the regimes of varying temperature and photoperiod

●20℃，16：8（L：D） ○20℃，11：13（L：D） ▲5.4～18.9℃，16：8（L：D） △5.4～18.9℃，11：13（L：D）

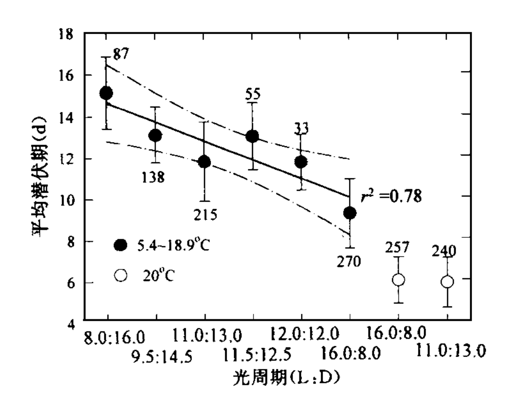


图3 新蚜虫疠霉在不同温度和光周期（L：D）组合条件下对豌蚜的平均潜伏期（d）

注意变温下光周期的影响趋势。图中数字示估计各处理平均潜伏期所观察的蚜虫个体数

Fig. 3 The mean incubation time (lethal time postinoculation) of *P. neoaphidis* on *A. pisum* at regimes of varying temperature and photoperiod, noting the effect of the temperature-varying photoperiods (L：D) on the length of the incubation time

飞能力较强[16]，本研究及其他相关研究[9,10]揭示该菌在寄主体内的最短潜伏期一般为 4 d 左右，在秋末冬初的自然温光条件下更延长到 7 d 以上，初感染该菌的寄主并不会立即丧失迁飞能力，应当有机会在迁飞扩散到更适环境的同时将该菌也带到新的环境，成为初始侵染源。这种假设通过接菌寄主的飞行模拟试验有望获得证明，有待今后进一步研究。

参 考 文 献

1 冯明光，李增智．虫霉菌及其利用．有害生物的微生物防治原理和技术（陈涛主编）．武汉：湖北科学技术出版社，1985．273～291

2 Dedryver C A. Field pathogenesis of three species of entomophthorales of cereal aphids in western France. In R Cavalloro (ed), *Aphid antagonists*. Rotterdam: A. A. Balkema. 1983, 11～19

3 Feng M G, Johnson J B, Kish L P. Survey of entomopathogenic fungi naturally infecting cereal aphids (Homoptera: Aphididae) of irrigated grain crops in southwestern Idaho. Environ. Entomol., 1990, 19: 1534～1542

4 Feng M G, Johnson J B, Halbert S E. Natural control of cereal aphids (Homoptera: Aphididae) by entomopathogenic fungi (Zygomycetes: Entomophthorales) and parasitoids (Hymenoptera: Braconidae and Encyrtidae) on irrigated spring wheat in southwestern Idaho. Environ. Entomol., 1991, 20: 1 699～1 710

5 Feng M G, Nowierski R M, Klein R E *et al.* Spherical hyphal bodies of *Pandora neoaphidis* (Remaudiere & Hennebert) Humber (Zygomycetes: Entomophthorlaes) on *Acyrthosiphono pisum* (Homoptera: Aphididae): a potential overwintering form. Pan-Pac. Entomol., 1992, 68: 100～104

6 Feng M G, Nowierski R E, Scharen A L, Sands D C. Entomopathogenic fungi (Zygomycotina: Entomophthorales) infecting cereal aphids (Homoptera: Aphididae) in Montana. Pan-Pac. Entomol., 1991, 67: 55～64

7 Pickering J, Dutcher D, Ekbom B S. An epizootic caused by *Erynia neoaphidis* and *E. radicans* (Zygomycetes, Entomophthorales) on *Acyrthosiphon pisum* (Hom., Aphididae) on legumes under overhead irrigation. J. Appl. Entomol., 1989, 107: 331～333

8 Wilding N, Peryy J N. Studies on Entomophthora in populations of *Aphis fabae* on field beans. Ann. appl. Biol., 1980, 94: 367～378

9 Latteur G, Balachowshi M A. Sur la possibilite d'infection directe d'Aphides par Entomophthora a partir de sols hebergeant un inoculum naturel. C. R. Acad. Sc. Paris, Serie D, 1977, 284: 2 253～2 256

10 Feng M G, Johnson J B. Bioassay of four entomophthoralean fungi (Entomophthorales) against *Diuraphis noxia* and *Metopolophium dirhodum* (Homoptera: Aphididae). Environ. Entomol., 1991, 20: 338～345

11 冯明光，唐启义，胡国成等．球孢白僵菌对七种蚜虫的感染反应--时间-剂量-死亡率模型分析．应用基础与工程科学学报，1996，4：22～33

12 Nowierski R M, Zeng Z, Jaronski S, *et al.* Analysis and modeling of time-dose-mortality of *Melanoplus sanguinipes*, *Locusta migratoria migratorioides*, and *Schistocerca gregaria* (Othoptera: Acrididae) from *Beauveria*, *Metarhizium*, and *Paecilomyces* isolates from Madagascar. J. Invertebr. Pathol., 1996, 67: 236～252

13 Robertson J L, Preisler H K. Pesticide bioassays with arthropods. Boca Raton: CRC Press, Inc., 1992, 127

14 Milner R J, Bourne J. Influence of temperature and duration of leaf wetness on inifection of *Acyrthosiphon kondoi* with *Erynia neoaphidis*. Ann. appl. Biol., 1983, 102: 19～27

15 Feng M G, Nowierski R E, Johnson J B *et al.* Epizootics caused by entomophthoralen fungi (Zygomycetes, Entomophthorales) in populations of cereal aphids (Hom,. Aphididae) in irrigated small grains of southwestern Idaho, USA. J. Appl. Entomol., 1992, 113: 376～390

16 Robert Y. Dispersion and migration. In A K Minks & P Harrewijn (eds), Aphids: their biology, natural enemies and control, vol. A. Amsterdam: Elsevier Science Publishing Company Inc. 1987, 299～313

INTERACTION BETWEEN THE APHID-SPECIFIC FUNGUS *PANDORA NEOAPHIDIS* AND THE PEA APHID *ACYRTHOSIPHON PISUM* AT REGIMES OF VARYING TEMPERATURE AND PHOTOPERIOD SIMULATING VARIABLE SEASONAL PATTERNS

Feng Mingguang[1] T. J. Poprawski[2]

(1 Department of Biological Sciences, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou Zhejiang 310029,
2 Texas A & M University, Texas Agricultural Experiment Station, Weslaco TX 78596 USA)

Abstract The interaction between the aphid-specific entomophthoralean fungus, *Pandora neoaphidis*, and the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, was investigated in computer controlled growth chambers at regimes of varying temperature and photoperiod simulating different seasonal patterns in an attempt to reveal the potential preadapting behavior of the fungus for overwintering. Based on the fitting of the time-dose-mortality model to the experimental data, the time-dose effect pattern was found to be similar between the photoperiods of 16 : 8 and 11 : 13 (L : D) at 20℃, but was significantly different between the constant and daily varying temperatures (5.4～18.9℃ at the rate of 0.56℃ per 30 min) and also between the above photoperiods at the same varying temperature. With the varying temperature treatment, the mean incubation time of the fungus on the host (i. e., mean lethal time postinoculation) was 15.14 d for 8 h of light, 15.19 d for 9.5 h, 11.79 d for 11 h, 13.33 d for 11.5 h, 11.73 d for 12 h, and 9.21 d for 16 h, respectively. This displayed a significantly negative correlation ($a=15.58$, $b=-0.93$, $r^2=0.78$, $p<0.01$). However, the mean incubation periods were nearly identical for 11 and 16 h of light at 20℃ (5.85 d and 5.97 d). Abnormal hyphal bodies of the fungus were not found during microscopic examination of all cadavers from all the regimes of temperature and photoperiod. The fungus maintained its infectivity to the host at all the regimes considered and had no preadapting behavior to overwintering. However, the short photoperiods were found to decrease the mean incubation time at the varying temperature that simulated a late autumn or early winter pattern.

Key words *Pandora neoaphidis*, *Acyrthosiphon pisum*, entomophthorales, seasonal temperature, photoperiod, environmental effect, time-dose-mortality model